AMAZONIANA	VI	1	1 – 20	Kiel, Sept. 1976

Aus dem Lehrstuhl für Allgemeine Zoologie der Ruhr-Universität, Bochum/Deutschland, und dem Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, Manaus/Brasilien

Zum Massenwechsel der Makro-Arthropodenfauna des Bodens in Überschwemmungswäldern des zentralen Amazonasgebietes [1)]

von

Ludwig Beck

1. Einleitung und Fragestellung

Im zentralen Amazonasgebiet erlangen die großen Ströme wie der Amazonas-Solimões und der Rio Negro ihre stärkste landschaftsbestimmende Kraft. Jährliche Pegelschwankungen von rund 10 m bewirken periodische Überflutungen, die aus der höhergelegenen terra firme weite Gebiete herausschneiden; diese waren zumindest ursprünglich größtenteils mit Wald bestanden. Man unterscheidet nach der Lage an Weißwasser-, Klarwasser- oder Schwarzwasserflüssen 2 Typen dieser Überschwemmungswälder, den Várzeawald entlang der sedimentreichen Weißwasserflüsse und den Igapó entlang der sauren Schwarz- und Klarwasserflüsse (SIOLI 1951). Während große Teile der Várzeawälder Weide- und Ackerbauflächen weichen mußten, sind Igapós auch in der näheren Umgebung von Manaus, dem Siedlungsschwerpunkt im zentralen Amazonasgebiet, noch an vielen Stellen in einigermaßen ursprünglichem Zustand anzutreffen. Die im Folgenden genannten Zahlen beziehen sich auf 2 Standorte des Igapó, die stromzugewandte Seite am nordwestlichen Ende der Ilha Marajozinho gegenüber von Manaus und das Ostufer am Unterlauf des Rio Tarumã Mirim, ca. 20 km oberhalb von Manaus in direkter Nachbarschaft der Probenstellen von IRMLER (1974).

Die klimatischen Bedingungen, die einen tropischen Regenwald im Amazonasgebiet ermöglichen, sind hinreichend bekannt. Pedologische und andere Standort-Unterschiede bewirken charakteristische, vom Typ des terra firme-Hochwaldes stark abweichende Formationen, die als Campinas oder Caatingas bezeichnet werden. Der dritte Typ, der bei einer bodenzoologischen Gliederung des amazonischen Regenwaldes unterschieden wurde, das "Palmetum" (BECK 1971), entspricht sehr wahrscheinlich dem Auenwald nach der Definition von IRMLER (1974) und stellt damit einen Übergangsbiotop von terra firme-Wäldern zu den Überschwemmungswäldern dar.

Innerhalb des Rahmens der abiotischen Faktoren läßt sich das Ökosystem des terra firme-Regenwaldes allgemein charakterisieren durch folgende Merkmale:

1) Mit Unterstützung der Deutschen Forschungsgemeinschaft.

1. Artenvielfalt,
2. Geringe Siedlungsdichte der meisten Taxa,
3. Reichtum an archaischen Taxa,
4. Hohe Spezialisierung der Arten in Bezug auf ihre Umwelt.

Wichtige Gründe hierfür sind historisch gesehen eine viele Jahrmillionen andauernde Kontinuität der Lebensbedingungen, die im Pleistozän zwar großräumig heftigen Schwankungen unterworfen waren, aber stets noch an vielen Stellen Refugien für den Regenwald offen ließen. Stets gegenwärtige Gründe sind im Ökosystem Regenwald das Dominieren von biotischen Faktoren wie Konkurrenz, Episitie, Parasitismus u.a. gegenüber der direkten Wirkung abiotischer Faktoren.

Die Überschwemmungswälder des Amazonasbeckens weisen demgegenüber 2 schwerwiegende Unterschiede auf: Sie sind historisch gesehen wesentlich jünger, und mit den jährlichen Überflutungen erlangt ein abiotischer Faktor ganz entscheidende Bedeutung. Dies läßt erwarten:

1. Eine Verminderung der Artenvielfalt,
2. Eine Steigerung der durchschnittlichen Siedlungsdichte der Arten,
3. Weniger archaische Taxa,
4. Hinsichtlich der Spezialisierung der Arten sollte die fein abgestimmte Anpassung von Strukturen und Funktionen an andere Arten gegenüber einer Anpassung an den rigorosen Wechsel von Überflutung und Trockenfallen zurücktreten mit seinen Folgen für Photosynthese, Atmung, Osmoregulation u.a.

Der Überschwemmungswald des zentralen Amazonasgebietes gehört periodisch wechselnd 2 normalerweise scharf getrennten Lebensräumen an, dem terrestrischen und dem limnischen. Daraus ergeben sich die Fragen:

1. Welche Bedeutung haben die terrestrische und die limnische Phase für den Überschwemmungswald?
2. Welche Arten aus welchem Lebensraum besiedeln den Überschwemmungswald und wie haben sie sich an die jeweils andere Phase angepaßt?

Ich möchte im Folgenden versuchen, einige Punkte der terrestrischen Phase zu beleuchten, die zur Beantwortung dieser Fragen von Bedeutung sein können. Ich beschränke mich dabei auf die Makro-Arthropodenfauna des Bodens, die ihrer Biomasse nach den weitaus bedeutendsten Teil der Fauna des Igapó darstellt. Die Collembolen, die teilweise der Meso-Arthropodenfauna zugerechnet werden müssen, werden insgesamt behandelt, da ihre große Abundanz einen guten Einblick in die populationsdynamischen Verhältnisse in Überschwemmungswäldern erlaubt.

Für die tatkräftige Unterstützung bei der Freilandarbeit danke ich besonders Herrn Dipl. biol. K. Görke sowie Herrn Dr. U. Irmler, für das Auslesen und Bestimmen des Tiermaterials Herrn H.-W. Mittmann.

2. Material und Methoden

Im Gegensatz zu den Untersuchungen von 1966 verwendeten wir 1972 zur Gewinnung der Makro-Arthropodenfauna Barberfallen, die in den Boden eingegraben wurden (Joghurt-Becher, Öffnung 70 mm ϕ = 3848 mm^2, Füllung zu 1/3 mit Formol 4-6% und Detergentium). Sie wurden im Regelfall 3 Tage exponiert. Die Fallen einer Probenstelle (z.B. an der Wasserlinie), waren mindestens 3 m voneinander entfernt, so daß für die kurze Expositionsdauer keine gegenseitige Beeinflussung zu befürchten ist und eine Normierung von unterschiedlichen Anzahlen von Fallen keinen größeren Fehler mit sich bringt. Kritischer ist dagegen im Falle abweichender Expositionsdauer die Normierung auf 3 Tage, da keine Untersuchungen darüber vorliegen, ob im Verlauf der maximalen Expositionsdauer von 8 Tagen jeder Tag die gleiche Ausbeute bringt.

Die Barberfallen einer Probenserie wurden von der Uferlinie landeinwärts an verschiedenen Stellen, je 2 pro Probenstelle, genommen und zwar in der Regel am Tarumã Mirim an der Uferlinie und 3 m, 6 m, 9 m, 12 m (18 m), 25 m (± 5 m) und 50 m (± 10 m) landeinwärts (bezeichnet als TS 1-5); auf Marajozinho an Uferlinie und 4 m, 8 m, 12 m (18 m) und 25 m (± 7 m) landeinwärts (bezeichnet als MS 1-5).

Das Gelände am Tarumã Mirim steigt von der Uferlinie im April 1972 gleichmäßig an bis etwa 40 m landeinwärts; nur die am weitesten landeinwärts gelegene Probenstelle liegt auf einer etwa 1,5 m hohen Böschung und wird nicht mehr alljährlich überflutet.

Auf Marajozinho ist die Steigung des Geländes flacher, so daß das Wasser stets etwas schneller vordringt. Die 25 m-Stelle lag bei der ersten Serie (MS 1) etwas über 30 m, bei der letzten Serie bei steigendem Wasser (MS 4) nur noch etwa 17 m von der Uferlinie entfernt; sie befindet sich auf einer allseitig abfallenden, ebenfalls etwa 1,5 m hohen inselartigen Erhebung, die bei Hochwasser ganz von Wasser eingeschlossen und nur noch ca. 30-50 qm groß war.

Zur Erfassung der Wanderungsrichtung wurden je 3 Barberfallen in den wasser- bzw. landzugewandten Winkeln eines zick-zack-förmig gebogenen Bleches genommen, das parallel zur Wasserlinie in den Boden eingegraben wurde (Höhe ca. 50 cm, Länge eines Schenkels 70 cm); sie werden im Folgenden Blechfallen genannt (bezeichnet als BS 1-7, vergl. Abb.1).

Um einen Einblick in die Fortpflanzungsverhältnisse der Collembolen zu bekommen, wurden zusätzlich Berleseproben aus der Streuschicht genommen; nur damit ist ein vergleichbares Material zu dieser Fragestellung zu gewinnen. Unter Wasser wurde ein Bodengreifer verwendet. Näheres zur Methodik ist bei BECK (1971) und IRMLER (1974) dargestellt.

Die Probenserien wurden genommen zur Zeit des stark steigenden Wassers im April/Mai 1972 und eine Serie während des bereits schwach fallenden Hochwassers Mitte Juli 1972. Die hygrographischen Daten sind bei IRMLER (1974) angegeben.

TS 1: 20.4. – 23.4.1972	BS 1: 5.4. – 13.4.1972	MS 1: 26.4. – 1.5.1972
TS 2: 23.4. – 26.4.1972	BS 2: 17.4. – 20.4.1972	MS 2: 1.5. – 3.5.1972
TS 3: 26.4. – 29.4.1972	BS 3: 20.4. – 23.4.1972	MS 3: 3.5. – 5.5.1972
TS 4: 29.4. – 1.5.1972	BS 4: 1.5. – 3.5.1972	MS 4: 5.5. – 8.5.1972
TS 5: 13.7. – 16.7.1972	BS 5: 3.5. – 5.5.1972	MS 5: 10.7. – 13.7.1972
	BS 6: 5.5. – 8.5.1972	
	BS 7: 13.7. – 16.7.1972	

3. Ergebnisse

Die gegenüber 1966 wesentlich umfangreicheren Proben ergeben ein sehr viel differenzierteres Bild als die damaligen Stichproben. Die pauschale Darstellung von Tiergruppen im Range einer Ordnung, die wie die Collembolen und Käfer im Igapó auch noch sehr umfangreich sind, verdeckt oft die populationsdynamischen Tatsachen, die ja Eigenschaften der einzelnen Arten sind. Eine Aufschlüsselung des Probenmaterials bis zu den Arten ist jedoch bei vielen Tiergruppen aus personellen Gründen unmöglich und wird bei anderen noch eine lange Zeit in Anspruch nehmen. Es zeigt sich aber, daß mehrere Arten, die denselben oder einen jeweils ähnlichen Lebensformtyp darstellen, auch viele populationsdynamische Merkmale gemeinsam haben gerade im Igapó, in dem ein einziger Umweltfaktor extrem dominiert. Deswegen ergibt eine Gliederung in einigermaßen einheitliche Tiergruppen bereits

einen Einblick in die Populationsdynamik, und ich möchte versuchen, trotz aller Vorbehalte gegenüber der pauschalen Darstellung, eine erste Übersicht zu geben.

Die Collembolen wurden in 3 Gruppen untergliedert: Kugelspringer, Entomobryomorpha und Poduromorpha; die beiden letzten Gruppen kann man zusammen als Arthropleona den Kugelspringern oder Symphypleona gegenüberstellen. Die Käfer wurden weitgehend bis zur Familie bestimmt; von den mindestens 21, wahrscheinlich über 25 Familien kommen aber nur Carabidae und Staphylinidae regelmäßig und häufig in den Fallen vor und nur diese beiden Familien wurden getrennt analysiert. Berücksichtigt wurden ferner die Grillen, die eine sehr einheitliche Gruppe bilden mit nur etwa 4-5 Arten, und die Ameisen, bei denen pauschale Aussagen am schwierigsten sind, da die einzelnen Arten vermutlich auch im Igapó recht verschiedene Lebensweisen haben.

Außer den genannten Tiergruppen fingen wir in den Barber-Fallen regelmäßig, aber in geringeren Individuenzahlen Wanzen (besonders Gelastochoridae), Spinnen, Opilioniden und Schaben; dazu kommen unregelmäßig Termiten, Heuschrecken, Insektenlarven, Diplopoden, Chilopoden, Pseudoskorpione, Asseln, Dipluren, Thysanuren, Forficuliden, Milben und Regenwürmer. Fliegende Formen wie Dipteren, Hymenopteren, Zikaden und Thysanopteren verirren sich häufig in die Fallen; selten waren Krabben, Frösche und kleine Eidechsen in den Fallen. In Fallen an der Uferlinie trifft man außerdem die "Vorhut" der aquatischen Fauna mit verschiedenen Insektenlarven, Copepoden, Garnelen und selten kleine Fische.

3.1 Collembolen

3.1.1 Massenwechsel:

Von den 7 Blechfallen-Serien waren 5 (BS 3-7) quantitativ für Collembolen auswertbar; die beiden ersten standen zu nahe am Wasser und das einlaufende Wasser hatte die häufig oben auf der Fixierungsflüssigkeit schwimmenden Collembolen weggeschwemmt. Ordnet man die 5 Proben nach ihrem mehr oder weniger zufälligen mittleren Abstand von der Wasserlinie, der durch das unterschiedlich schnell steigende Wasser während der Expositionszeit und die unterschiedliche Geländeneigung bestimmt wurde, so sind die großen, epigäischen Entomobryomorpha in der ufernächsten Probe am häufigsten und ihre Individuendichte nimmt bereits auf den ersten zwei Metern auf 1/4 ab; sie stellen in den Barberfallen 50-70% der Collembolen. Dabei enthalten die wasserseitigen Proben 2-3 mal mehr Entomobryomorpha als die landseitigen (Abb. 1a).

Ordnet man die Proben aus den ufernächsten zwei Metern ihrer zeitlichen Abfolge nach und betrachtet das Verhältnis der Individuenzahlen in den wasserseitigen zu den landseitigen Proben, so läßt sich für die Entomobryomorpha eine Tendenz zur Abnahme des Verhältnisses mit der Zeit erkennen, unabhängig von der Geschwindigkeit, mit der das Wasser steigt (Steigerate). Zu Beginn des Abfließens des Wassers verkehrt sich das Verhältnis ins extreme Gegenteil: in BS 7 sind auf der Landseite 5 mal mehr Entomobryomorpha zu finden als auf der Wasserseite (Abb. 2a).

Für die Poduromorpha, die 10-30% in den Fallen ausmachen, gilt prinzipiell das Gleiche wie für die Entomobryomorpha (Abb. 2a), mit einem gravierenden Unterschied: Direkt an der Uferlinie fehlt die extreme Massenansammlung und gleichzeitig sind die Poduromorpha hier in den wasserseitigen Fallen nur wenig häufiger als in den landseitigen (Abb. 1c). Poduromorpha weichen nur in geringem Umfang vor der Flut zurück.

Kugelspringer sind sehr unregelmäßig in den Fallen vertreten mit einem Prozentanteil von 1-25%. Sie sind mal auf der Wasser-, mal auf der Landseite häufiger, ohne daß eine klare Beziehung zur Entfernung der Probenserie vom Ufer oder zur zeitlichen Abfolge zu erkennen wäre (Abb. 1b).

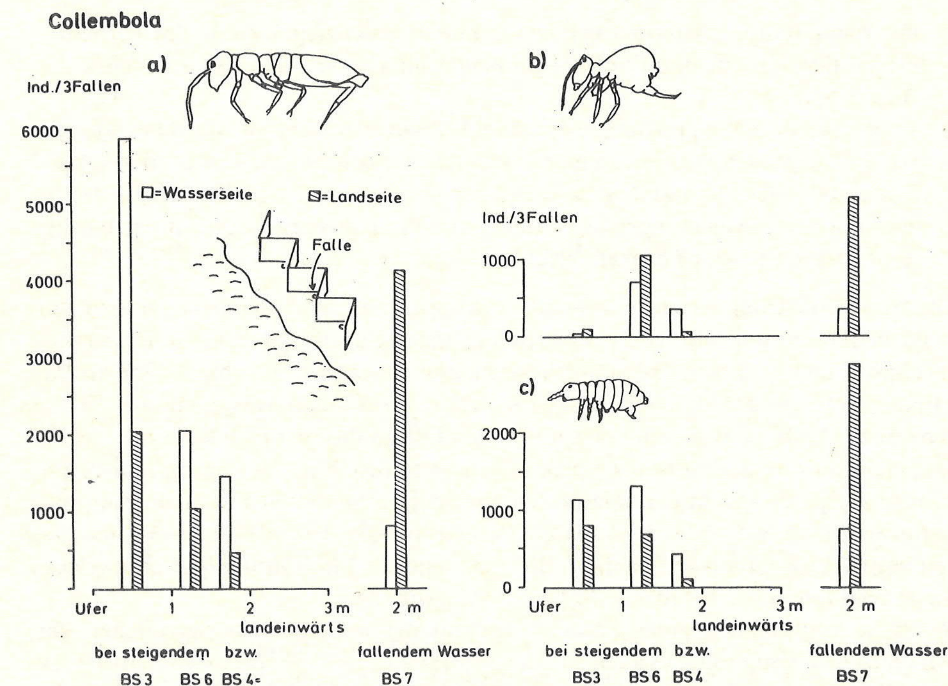


Abb. 1 : Abundanz der Collembolen in den Blechfallenserien.
a) Entomobryomorpha, b) Kugelspringer, c) Poduromorpha. Weiße Säulen: wasserseitige Fallen; schraffierte Säulen: landseitige Fallen. Die Probe BS 7 bei fallendem Wasser wurde ca. 2 Monate später als die übrigen genommen.

Damit bestätigt sich die auf Grund der Stichproben 1966 getroffene Behauptung, daß die arthropleonen Collembolen, insbesondere die großen Entomobryomorpha, vor der steigenden Flut zurückweichen (BECK 1972). SCHALLER (1969) hat bereits nachgewiesen, daß die Fluchtbewegungen gerichtet erfolgen. Es bleibt die Frage, ob es dabei zu richtigen Wanderungen kommt und wie weit sich diese ins Innere des Waldes erstrecken.

Bei der Probenserie TS 4 am Tarumã wurden die Collembolen in den Fallen quantitativ erfaßt. Die Individuenzahlen von 1.300-1.700 Entomobryomorpha für die Probenstellen 6-25 m liegen in etwa der gleichen Größenordnung wie in den Blechfallen ab 1 m Entfernung von der Uferlinie; bei 50 m sinken sie deutlich ab auf 450 Individuen. Für die Poduromorpha allerdings liegen die Zahlen hier wesentlich höher und steigen dabei kontinuierlich an von 1.500 bei 6 m auf 3.100 bei 18 m und 2.900 bei 25 m, um bei 50 m auf 600 Individuen abzusinken. Die Kugelspringer zeigen bei geringen Individuenzahlen von 50 bis 250 pro Probenstelle die gleiche Verteilung wie die Poduromorpha (Abb. 3)

Die übrigen Probenserien, bei denen die Collembolen nur pauschal geschätzt werden konnten, ergeben insofern ein übereinstimmendes Bild, als am weitesten landeinwärts gelegene Probenstellen (50 m am Tarumã, 25 m auf Marajozinho) stets die niedrigsten Individuenzahlen aufweisen. Im übrigen liegt das Maximum unterschiedlich zwischen 4 und 25 m. Damit sind zwei Erklärungen möglich:

1. Die Wanderungen erstrecken sich zu jedem Zeitpunkt ziemlich tief - im Verhältnis zur Körpergröße und Fortbewegungsmöglichkeit der Tiere - ins Innere des Waldes oder
2. Es überlagern sich 2 populationsdynamische Faktoren: Eine Ausweichbewegung vor der steigenden Flut, die sich praktisch nur auf den Ufersaum beschränkt und eine starke Vermehrungsphase während der Zeit des steigenden Wassers, die sich auf die Überschwemmungszone erstreckt und die angrenzenden, nicht regelmäßig überfluteten Stellen nicht mehr erfaßt.

Die zweite Erklärung scheint mir für alle 3 Gruppen viel wahrscheinlicher zu sein, am meisten für Poduromorpha und für die schlechter erfaßten Kugelspringer. Es ist angesichts der Körpergröße und der krabbelnden Fortbewegungsweise kaum anzunehmen, daß die Poduromorpha soweit vor der Flut einherwandern, daß sie ihr Abundanzmaximum bei 18-25 m erreichen (Abb. 3); für die größeren und springenden Entomobryomorpha kann die erste Erklärung nicht ganz ausgeschlossen werden. Für eine von den Wasserbewegungen unabhängige Vermehrungsphase spricht der hohe Anteil von Jungtieren, der für Entomobryomorpha bzw. Poduromorpha von 50 bzw. 60% an der Uferlinie auf 63% bzw. 71% bei 9-12 m ansteigt und dann bei 18-25 m auf 40-45 % abfällt. Die außerhalb des Überflutungsbereiches gelegene 50 m-Stelle zeigt nur einen Anteil von 28 bzw. 33 % (Abb. 3).

Wenn die Ausweichbewegungen also nur kleinräumig sind und keine eigentlichen Wanderungen darstellen, dann sollte es auch bei Hochwasser zu keinen größeren Massenansammlungen von Collembolen kommen. Die Probenserie TS 5 in der Nähe der 50 m-Stelle am Tarumã und MS 5 an der 25 m-Stelle auf Marajozinho während des Hochwassers, wenige Meter von der Wasserlinie entfernt, bestätigen dies: Am Tarumã war die Individuenabundanz der Entomobryomorpha nur um 2/3 höher, die der Poduromorpha gleich gegenüber zwei Monaten vorher; nur die Kugelspringer waren 10 mal häufiger, doch ist das auf den mit 90% ungewöhnlich hohen Anteil an Jungtieren zurückzuführen. Auf Marajozinho, wo nur pauschale Zahlen vorliegen, ist etwa eine Verdoppelung der Abundanz zu registrieren. Das heißt, daß die Collembolen nicht etwa auf dem erhöhten Gelände zur Hochwasserzeit in größeren Massen zusammengedrängt werden und somit auch keine eigentlichen Wanderungen durchführen. Der Anteil der Jungtiere hat sich in der Hochwasserprobe am Tarumã von 28 bzw. 33% im Mai auf 84 bzw. 72% erhöht für Entomobryomorpha bzw. Poduromorpha; für Kugelspringer stieg er von etwa 30% auf etwa 90%.

Die zu Beginn des ersten kräftigen Sinkens des Wassers (3,3 cm/d) aufgestellten Blechfallen (BS 7) ergaben eine eindeutige Umkehr in der Ausbeute zwischen Land- und Wasserseite; die Landseite erbrachte 4-5 mal mehr Collembolen als die Wasserseite (Abb.1, 2a). Somit ist anzunehmen, daß den kleinräumigen Ausweichbewegungen der Collembolen, zumindest der Arthropleona, bei steigender Flut eine Rückbewegung mit sinkendem Wasser folgt. Vermutlich reicht diese nicht weiter als das Zurückweichen vor der Flut; die hohe Anzahl der Jungtiere deutet vielmehr darauf hin, daß eine schnelle Vermehrung an den

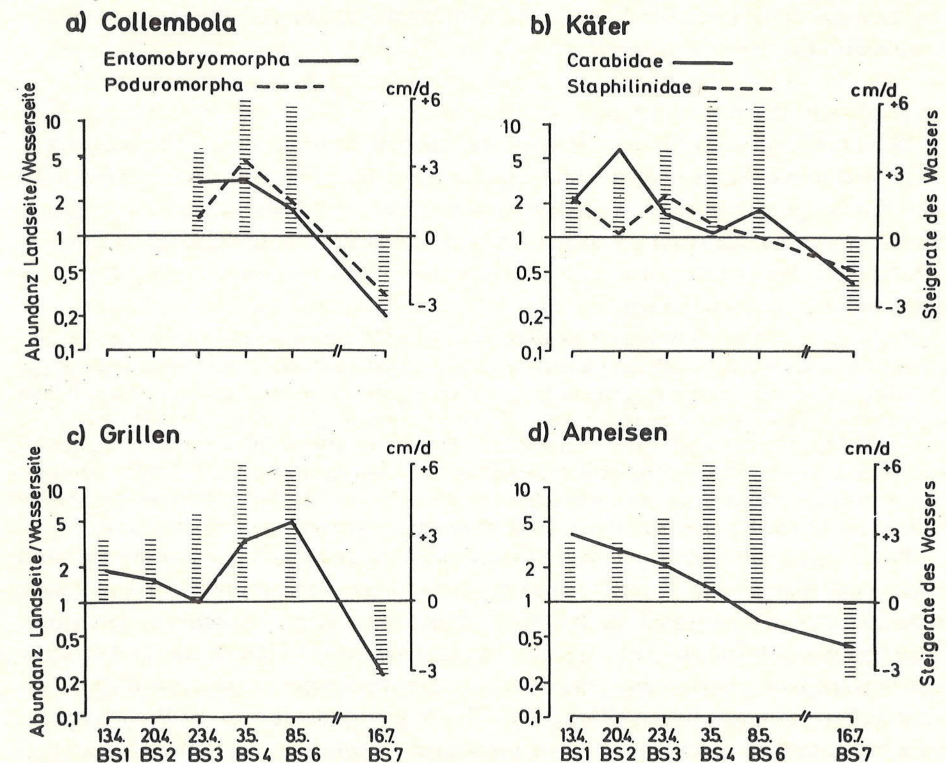


Abb. 2: Verhältnis (Quotient) der Abundanz in den landseitigen Fallen zu derjenigen in den wasserseitigen Fallen der Blechfallenserien. Die schraffierten Säulen geben die Steigrate bzw. Sinkrate des Wassers an zum jeweiligen Zeitpunkt der Probennahme.

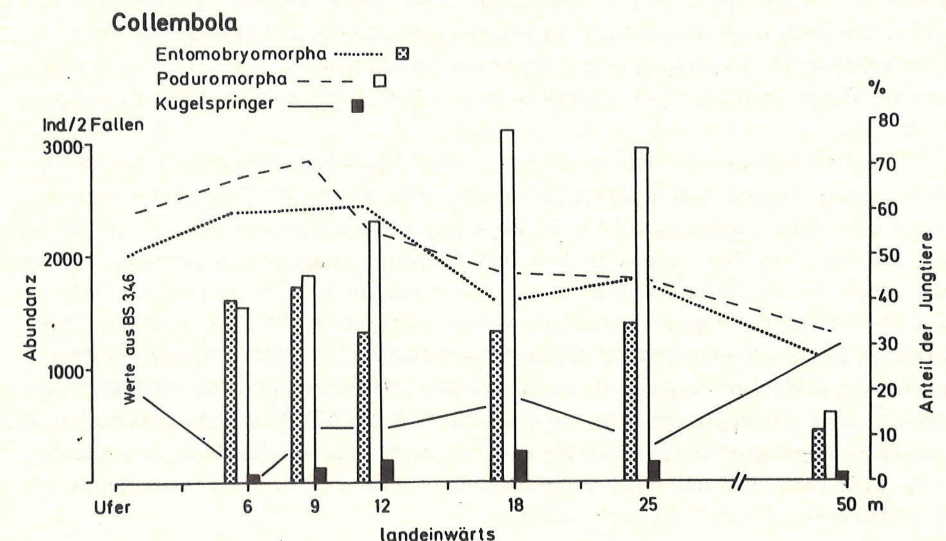


Abb. 3: Abundanz der Collembolen und Anteil der Jungtiere in der Fallenserie TS 4 vom Tarumã Mirim. Säulen: Abundanz, Linien: Anteil der Jungtiere.

jeweils freigewordenen und frisch besiedelten Stellen den Nachschub für die nur wenige Meter umfassende Ortsbewegung stellt.

3.1.2 Fortpflanzungsrhythmik:

Wir können nunmehr davon ausgehen, daß sowohl Arthropleona wie Kugelspringer keine großräumigen Wanderungen ausführen, daß sie vielmehr während der Zeit der steigenden Flut im gesamten später überschwemmten Gebiet eine Phase starker Vermehrung durchlaufen, die sich nicht auf die weiter landeinwärts gelegenen, nicht mehr regelmäßig überfluteten Stellen erstreckt. Das führt zu der Frage, wie die Fortpflanzungsrhythmik verläuft und wie sie gesteuert wird.

Zur Klärung dieser Fragen wurden Berlese-Proben von 500 ccm aus der Laubstreu an verschiedenen Stellen im überfluteten und nicht überfluteten Bereich genommen. Sie wurden entweder alle sofort im Berlese-Apparat ausgelesen, oder ein Teil des Probenmaterials wurde abgetrennt und in Plastikbehältern verschiedenen Bedingungen ausgesetzt: Proben aus dem emersen Bereich wurden 1 bis 3 Wochen unter Wasser gesetzt und dann ausgelesen und Proben aus dem submersen Bereich wurden 3 Wochen lang luftfeucht gehalten und dann ebenfalls im Berlese-Apparat ausgelesen. Hiermit werden die größeren Entomobryomorpha zwar sehr schlecht erfaßt, aber nur die Berlese-Methode erlaubt Vergleiche aus emersen und submersen Bereich. Die Proben stammen ausschließlich vom Tarumã.

Bei den Arthropleona liegen die Individuenabundanzen pro Probe zwischen 67 und 152, ohne daß man diesem Unterschied wegen der geringen Probenzahl besondere Bedeutung beimessen darf; der Anteil der Jungtiere nimmt von 52% im ufernahen Bereich auf 37% im Innern des Igapó ab (Abb. 4a). Die Abundanzwerte der Unterwasserproben schwanken noch stärker wegen der Schwierigkeiten, mit dem Bodengreifer ein einheitliches Probenmaterial zu gewinnen (vergl. IRMLER 1974) (Abb. 4b). Setzt man das Probenmaterial der Trockenproben unter Wasser, dann erhält man anschließend im Berlese-Apparat im allgemeinen ähnliche Abundanzwerte wie bei natürlicher Überflutung; der Anteil der Jungtiere schwankt ebenfalls erheblich (Abb. 4c). Da man annehmen muß, daß alle Collembolen, auch wenn sie wie die Entomobryomorpha zuerst ein kurzes Stück vor der Flut ausweichen, überflutet werden und dabei absterben, müssen nahezu alle Tiere aus den Unterwasserproben im Berlese-Apparat geschlüpft und teilweise innerhalb einer Woche herangewachsen sein. Die teilweise sehr niedrigen Prozentwerte der Jungtiere in den künstlich überfluteten Proben können dadurch verursacht sein, daß das Laub nur knapp unter Wasser gehalten werden konnte und so Tiere auf herausragenden Spitzen oder auf der Wasseroberfläche sich bereits entwickeln konnten, bevor die Probe in den Berlese-Apparat kam.

Die Arthropleona, die sich im noch trockenen Igapó bei steigender Flut stark vermehren, legen offensichtlich unabhängig von der Entfernung zum Wasser im Verlauf des normalen Fortpflanzungszyklus Eier ab, die, wenn sie überflutet werden, eine Quieszensphase durchmachen. Nach Trockenfallen - künstlich erzeugt im Berlese-Apparat - schlüpfen die Tiere aus den Eiern und wachsen schnell heran; die Eier überstehen den Unterwasser-Aufenthalt ohne größere Ausfälle, wie die nicht sehr großen Unterschiede in den Tierzahlen für verschieden lange Überflutungszeit zeigen. Verlängert man die Entwicklungszeit um 3 Wochen, so gleichen sich die Zahlen an die aus dem trockenen Igapó an und der Anteil der Jungtiere nimmt auf etwa 20-25 % ab (Abb.4d). Wahrscheinlich sind dann durch die schonendere Trocknung aus allen in der Streu vorhanden gewesenen Eiern die Tiere geschlüpft und mit herangewachsen, wie der einheitlich niedrige Anteil der Jungtiere von 20-25 % deutlich macht.

Die Individuenabundanz der Kugelspringer ist in den Berleseproben aus dem noch nicht überfluteten Igapó mit 18-73 Ind./Probe etwas niedriger als die der Arthropleona (Abb.4e); dabei erreichen die Jungtiere ebenso wie in den Barberfallen im Durchschnitt wesentlich geringere Prozentsätze als bei den Arthropleona, sieht man von der 50 m-Stelle bei den Barberfallen ab (Abb. 3). Alles läßt darauf schließen, daß der Igapó während der emersen Phase ausgewogene Kugelspringer-Populationen beherbergt, die nicht wie die Arthropleona eine besondere Vermehrungsphase vor der Überflutung durchlaufen. Die Kugelspringer weichen auch nicht vor dem steigenden Wasser aus, sondern werden sofort überflutet und sterben ab (Abb. 1).

Aus allen natürlich und künstlich überfluteten Proben erhält man mit durchschnittlich 10-30 Individuen ähnlich viele Kugelspringer wie Arthropleona, bei wechselndem Anteil an Jungtieren (Abb. 4f,g). Verlängert man die mögliche Entwicklungszeit der Tiere um 3 Wochen, dann ergibt sich ein entscheidender Unterschied zu den Arthropleona: Während bei diesen die Individuenabundanz innerhalb der 3 Wochen bei allen Proben um das 2-3 fache zunahm, trifft dies bei den Kugelspringern nur für die mit 10-13 Wochen am längsten überfluteten Proben zu; bei der 3 Wochen lang überfluteten Probe erhöht sich die Abundanz bei den Kugelspringern dagegen um den Faktor 30, in der nur seit 1 Woche überfluteten Probe sogar um den Faktor 220 (Abb. 4h). Ebenso wie bei den Arthropleona stellt sich der Anteil der Jungtiere auf gleichmäßig niedrige Werte zwischen 13 und 19 % ein. Die enorme Zunahme in den erst kurzzeitig überfluteten Proben kann nicht auf ein schnelles Aufeinanderfolgen mehrerer Generationen zurückgeführt werden; zwar ist die Entwicklungszeit im Berlese-Apparat vielfach kürzer als 1 Woche, aber die Individuenzahlen müßten sich dann gleichmäßig in allen 4 Proben erhöhen. Man muß daher annehmen, daß die Kugelspringer unter dem Einfluß der Flut am Ufersaum zusätzlich eine große Anzahl Eier ablegen, die weniger widerstandsfähig sind als die übrigen Eier und in exponentiellem Verlauf mit der Zeit absterben.

In den ufernahen Bereichen müßten bei Hochwasser wesentlich mehr Kugelspringer aufzufinden sein als sonst, wenn die zahlreichen, zusätzlich abgelegten Eier schlüpfen. Tatsächlich erhöht sich in der Probenserie bei Hochwasser am Tarumã (TS 5) der Anteil der Kugelspringer an der Gesamtzahl der Collembolen auf 22 % gegenüber sonst max. 5 %. Auf Marajozinho erreichen die Kugelspringer mit einem Massenauftreten von 3.500 Tieren in 2 Fallen 80 % der Collembolen (MS 5). Die starke Vermehrung der Kugelspringer bei gleichzeitiger hoher Vermehrungsrate der übrigen Collembolen zwingt auch die Kugelspringer, die vor dem steigenden Wasser nicht zurückweichen, bei fallendem Wasser zu Ausweichbewegungen in Richtung des trockenfallenden Landes; daher sind in der Blechfallenserie zu Beginn des fallenden Wassers (BS 7) sowohl Arthropleona wie auch Kugelspringer 4-5 mal häufiger in den landseitigen Fallen als auf der Wasserseite zu finden (Abb. 1, 2a).

3.2 Käfer

Obwohl die erste Übersichts-Bestimmung des Materials Vertreter aus mindestens 21, wahrscheinlich über 25 Familien erbrachte, kommen doch nur Carabidae und Staphylinidae so regelmäßig und deutlich (um 70 % der Käfer) in den Fallenfängen vor, daß sich eine vorsichtige Aussage über ihr Verhalten gegenüber den Wasserstandsschwankungen treffen läßt.

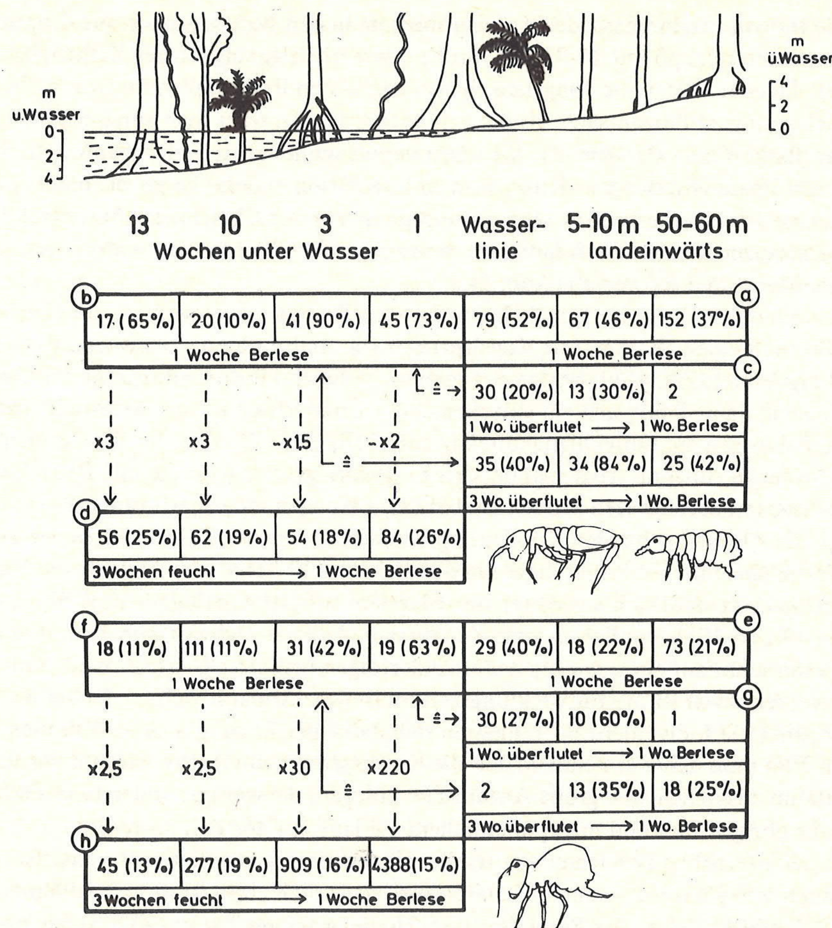


Abb. 4: Abundanz und Anteil der Jungtiere der Collembolen in Berlese-Proben vom Tarumã Mirim.
Obere Tabelle (a-d): Arthropleona; untere Tabelle (e-h): Kugelspringer. Die Zahl eines kleinen Kästchens gibt die Individuenzahl pro Probe von 500 ccm an, die Prozentzahl in Klammern den Anteil der Jungtiere an dieser Individuenzahl. In dem Balken unter den Kästchen ist die Behandlung der jeweiligen Probenserie angegeben (vergl. S. 8)

Die Stichproben von 1966 ließen erwarten, daß die Käfer, zumindest Staphylinidae und Carabidae, in gewissem Abstand vor dem steigenden Wasser einher ins Landinnere wandern; die Abundanzmaxima traten nicht an der Uferlinie, sondern in der 10 m landeinwärts genommenen Probe auf (BECK 1972).

Mit Hilfe der Blechfallen ließ sich das Zurückweichen vor dem steigenden Wasser nachweisen: Meist waren in den wasserseitigen Fallen deutlich mehr Käfer als in den landseitigen. Ähnlich wie bei den Collembolen scheint sich dieses Zurückweichen gegen Ende der Steigphase des

Wassers zu verlangsamen: In den Mai-Proben ist das Verhältnis Landseite/Wasserseite niedriger als in den April-Proben, obwohl das Wasser gerade im Mai besonders stark anstieg (Abb. 2b).

Die Abundanzwerte sowohl der Carabidae wie der Staphylinidae steigen landeinwärts zu einem Maximum bei 6-12 m und fallen ab auf das Minimum an der am weitesten zur terra firme zu gelegenen Stelle; lediglich auf Marajozinho ist noch an der Uferlinie selbst ein meist geringer Anstieg der Abundanzwerte zu verzeichnen (Abb. 5,6). Im Gegensatz zu den Collembolen handelt es sich hier ausschließlich um Imagines; außerdem muß man für diese holometabolen Tiere eine längere Entwicklungszeit annehmen, so daß die Maxima in einiger Entfernung von der Uferlinie nicht mit einer von der Ausweichbewegung unabhängigen Massenvermehrung erklärt werden können. Wir müssen annehmen, daß diese Käfer tatsächlich vor dem Wasser einherwandern und nicht nur ein kurzes Stück ausweichen. Dennoch kommt es auch hier offenbar nicht zu größeren Massenansammlungen in Ufernähe zur Hochwasserzeit. Auf Marajozinho liegen die Abundanzwerte bei Hochwasser (MS 5) mit 8 (Carabidae) bzw. 11 (Staphylinidae) ebenso wie am Tarumã (TS 5) mit 14 (Carabidae) bzw. 10 (Staphylinidae) zwar über den während der Zeit steigenden Wassers an diesen Stellen gemessenen Werten, aber in jedem Falle unter dem im Überflutungsbereich erhaltenen Maximum (Abb. 5,6). Mit dem Fallen des Wassers setzt eine Rückwanderung in die trockenfallenden Gebiete ein, die aber weniger intensiv ist als bei den Collembolen. In den landseitigen Fallen wurden nur 2-2,5 mal mehr Tiere gefangen als auf der Wasserseite (Abb. 2b). Bei den Carabidae ist die Abundanz dabei mit 110 Individuen/6 Fallen rund 10 mal größer als im April an der Wasserlinie, bei den Staphylinidae mit ebenfalls 110 Ind. nur zwei mal größer. Bei den Carabidae könnte das Einwandern von Imagines in die trockenfallenden Igapó- Bereiche eine gewisse Bedeutung für die Wiederbesiedlung haben.

3.3 Grillen

Eine Ausweichbewegung vor dem steigenden Wasser ist auch bei den Grillen in den Blechfallen deutlich zu registrieren; sie nimmt nicht ab im Verlauf der Steigphase des Wassers (Abb. 2c). Auf Marajozinho ließen sich die Ergebnisse der Stichproben von 1966 voll bestätigen: An der Uferlinie sind die Grillen am häufigsten und nehmen rasch ab bis zum Minimum im Innern des Igapó. Am Tarumã ergab sich ein ganz anderes Bild: dort erreichen die Grillen ihr Abundanz-Maximum in einiger Entfernung vom Ufer, teilweise erst 18-25 m landeinwärts (Abb. 7).

Die Zahl 48 Individuen/2 Fallen zur Hochwasserzeit am Tarumã ist etwa 3 mal größer als die durchschnittliche Abundanz 2 Monate früher an der gleichen 50 m-Stelle; auf Marajozinho ist sie mit 2 Individuen gleich geblieben wie zur Zeit steigenden Wassers. Die Rückwanderung kommt in den Blechfallen bei fallendem Wasser stark zur Geltung. Auf der Landseite fingen wir 5 mal mehr Individuen als auf der Wasserseite und die Abundanz ist mit 143 Individuen/6 Fallen 6 mal höher als zur Zeit steigenden Wassers (Abb. 2c).

Für die hemimetabolen Grillen ist ebensowenig wie für die übrigen Tiergruppen eine größere Massenansammlung zur Hochwasserzeit festzustellen. Die beachtliche Zahl in den Blechfallen zu Beginn der Sinkphase des Wassers läßt vermuten, daß die Grillen bei Trockenfallen jeweils sofort schlüpfen und dann in den freiwerdenden Raum einwandern.

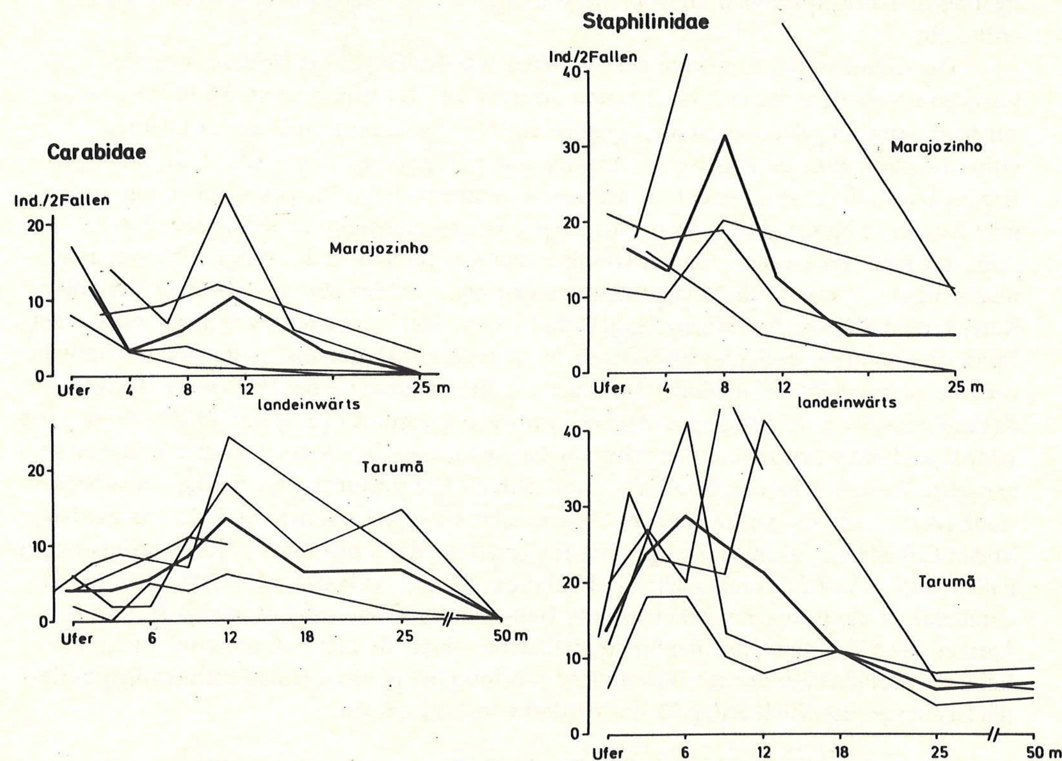


Abb. 5: Abundanz der Carabidae im Igapó zur Zeit steigenden Wassers. Die dünnen Linien geben die Werte aus den 4 Probenserien wieder auf Marajozinho (MS 1-4) und am Tarumã Mirim (TS 1-4). Die dicke Linie stellt die Mittelwertskurve dar.

Abb. 6: Abundanz der Staphylinidae im Igapó zur Zeit steigenden Wassers. Weitere Erklärung siehe Abb. 5.

3.4 Ameisen

Sie weichen wie die Käfer vor dem steigenden Wasser zurück, wobei das Nachlassen dieser Bewegung gegen Ende der Steigphase des Wassers bei ihnen am deutlichsten zu sehen ist (Abb. 2d). Auf Marajozinho, wo 1966 eine Stichprobe genommen wurde, ließ sich bestätigen, daß die Ameisen in einiger Entfernung vor der Flut herwandern. Das Maximum der Abundanz lag 12 m landeinwärts. Am Tarumã dagegen ergab jede Probenserie ein völlig anderes widersprüchliches Bild (Abb. 8).

Auch bei den Ameisen kommt es zu keiner ungewöhnlich großen Massenansammlung zur Hochwasserzeit: Die Zahl von 30 Individuen/2 Fallen auf Marajozinho liegt im selben Bereich wie die Zahl von 27 Individuen an gleicher Stelle bei den ersten Probenserien 2 1/2 Monate vorher. Am Tarumã erreichen die 93 Individuen zur Hochwasserzeit bei weitem nicht den Extremwert von 420 Individuen aus der 3. Probenserie.

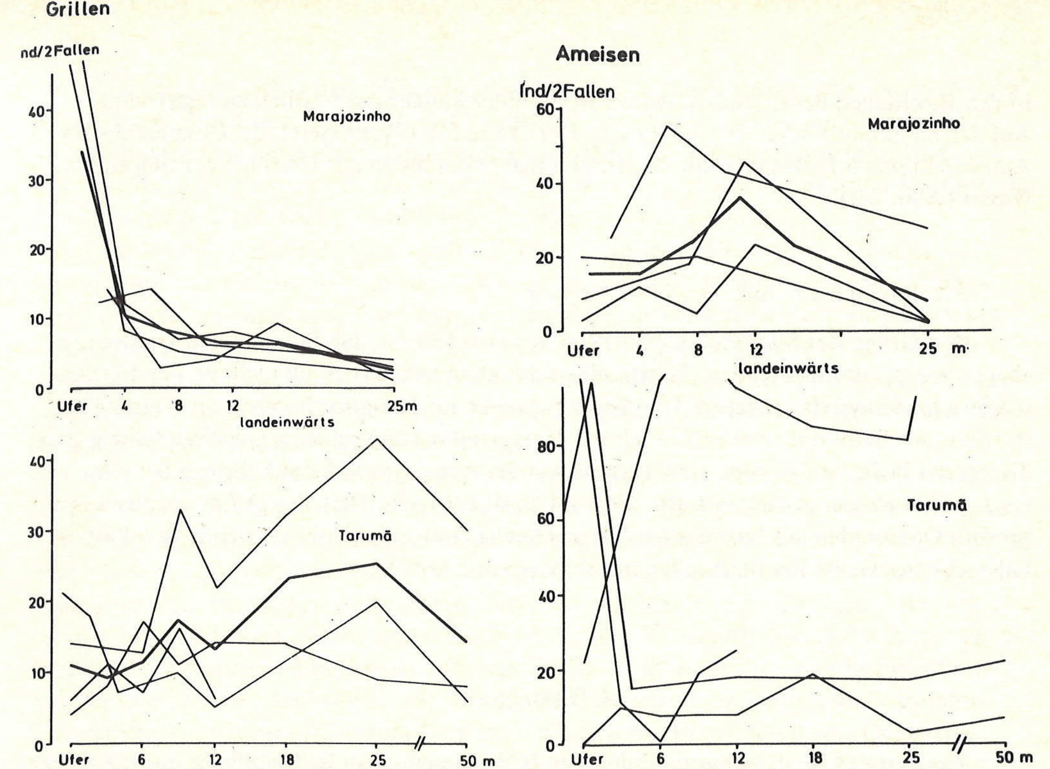


Abb. 7: Abundanz der Grillen im Igapó zur Zeit steigenden Wassers. Weitere Erklärung siehe Abb. 5.

Abb. 8: Abundanz der Ameisen im Igapó zur Zeit steigenden Wassers. Weitere Erklärung siehe Abb. 5.

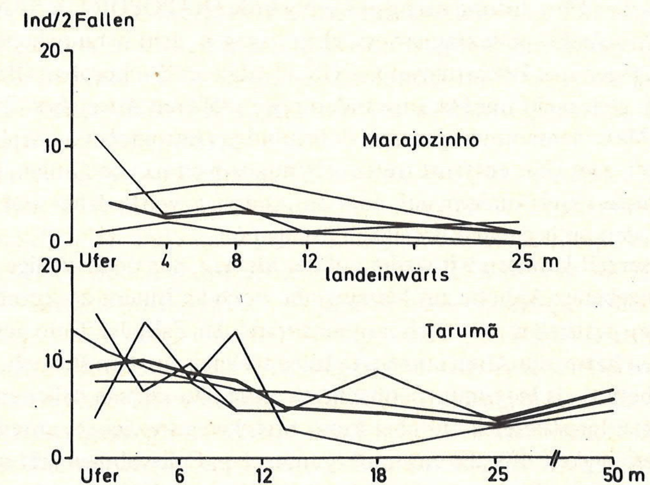


Abb. 9: Abundanz der Spinnen und Opilioniden im Igapó zur Zeit steigenden Wassers. Weitere Erklärung siehe Abb. 5.

In den Blechfallen bei fallendem Wasser ist die Rückwanderung deutlich zu registrieren. Auf der Landseite finden wir 5 mal mehr Tiere als auf der Wasserseite; die Gesamtzahl der Ameisen in den 6 Fallen war mit 467 rund 8 mal höher als an der Uferlinie bei steigendem Wasser (Abb. 2 d).

3.5 Spinnen und Opilioniden

Auf Grund der Stichproben von 1966 ließ sich folgern, daß Spinnen und Opilioniden ebenso wie die dominierenden Käferfamilien ihr Abundanzmaximum nicht an der Uferlinie, sondern landeinwärts erreichen. Dies ließ sich weder auf Marajozinho noch am Tarumã bestätigen. Mit Barberfallen erhielten wir auf Marajozinho praktisch eine Gleichverteilung über die ganze Fläche landeinwärts; am Tarumã war die Abundanz von der Uferlinie bis etwa 10 m etwas höher als weiter landeinwärts. Obwohl IRMLER (pers. Mitteilung) Ausweichbewegungen von Opilioniden am Janauari bei Manaus beobachtet hat, deutet sie sich in den Barberfallen ebenso wie in den Blechfallen nur schwach an (Abb. 9).

4. Diskussion

Zur Zeit des Niedrigwassers findet man in der organischen Bodenschicht des Igapó eine ausgewogene Bodenfauna: Der Altersaufbau der Populationen entspricht zumindest gegen Ende der emersen Phase, meist aber schon viel früher, demjenigen von terra firme-Populationen, wenn auch Arten- und Individuen-Abundanz deutlich unter den Werten für die terra firme liegen (BECK 1971). Zur Zeit des Hochwassers leben mit ganz wenigen Ausnahmen keine terrestrischen Arthropoden am überfluteten Boden. Es kommt also zu einer rasch fortschreitenden Vernichtung der Arthropodenfauna durch das steigende Wasser. Die gesamte Meso-Arthropodenfauna oder Berlesefauna wird von der Flut unmittelbar erfaßt und stirbt in wenigen Tagen zu über 90 % ab in gleicher Weise, wie es auch für die nicht in Überflutungsbereichen lebende Bodenfauna bei künstlicher Überflutung nachgewiesen wurde (RAPOPORT & SANCHEZ 1966). Große Teile der Makro-Arthropodenfauna versuchen dagegen, dem herannahenden Wasser zu entkommen. Entgegen den Erwartungen auf Grund früherer Stichproben (BECK 1972) handelt es sich dabei aber nicht um Massenwanderungen größeren Ausmaßes. Zwar kommt es am Ufersaum zu Massenansammlungen von Collembolen (Entomobryomorpha) und Grillen, oder einige Meter vom Ufer entfernt treten Abundanzmaxima von Grillen, Käfern (Carabidae und Staphylinidae) und Ameisen auf, aber die Abundanzwerte dabei sind meist nur 2-5 mal höher als in den umliegenden Bereichen des Igapó.

Zur Hochwasserzeit konnten wir weder auf der kleinen, nur noch wenige qm großen, rings von Wasser umgebenen Anhöhe auf Marajozinho noch im Innern des Igapó am Tarumã Massenansammlungen feststellen, die auch nur annähernd der Zahl der Tiere des überfluteten Gebietes entsprochen hätte; die Abundanzwerte lagen vielmehr in dem Bereich, der auch bei steigendem Wasser bereits als Maximum beobachtet wurde. Wir müssen daher annehmen, daß die Tiere im jeweiligen Igapóbereich nur über kurze Strecken ausweichen, unterschiedlich nach Fortbewegungsfähigkeit. Für die entomobryomorphen Collembolen läßt sich diese Strecke auf weniger als 5 m, für Ameisen und Staphylinidae auf 5-20 m schätzen. Lediglich

Carabidae wandern mit einiger Wahrscheinlichkeit über weitere Strecken; aber auch sie sind bei Hochwasser in Ufernähe nur 10 mal häufiger als sonst, während die überflutete Fläche um mindestens eine bis mehrere Zehnerpotenzen größer ist. Man muß also annehmen, daß auch die Makro-Arthropodenfauna im allgemeinen lediglich mit einer zeitlichen Verzögerung von einigen Tagen bis Wochen überflutet wird und die Tiere absterben.

Das bedeutet, daß jede Stelle, jede Höhenzone im Igapó eine eigene, autochthone Lebensgemeinschaft hat, die zumindest nicht in größerem Umfang durch Ab- und Zuwanderung aufrechterhalten wird. Die dem Massenwechsel zugrundeliegenden Fortpflanzungszyklen müssen daher an den Wechsel von emerser und submerser Phase angepaßt sein. Für die beiden mit Abstand individuenreichsten Gruppen - wenn auch nicht ihrer Biomasse nach bedeutendsten Gruppen - die Collembolen und Oribatiden, läßt sich ein einigermaßen zuverlässiges Bild der Fortpflanzungszyklen zeichnen.

Bei den Collembolen muß man dabei wenigstens zwei Gruppen unterscheiden: Arthropleona und Kugelspringer. Beide Untergruppen der Arthropleona, Entomobryomorpha und Poduromorpha durchlaufen noch im emersen Bereich des Igapó zur Zeit steigenden Wassers eine Vermehrungsphase; wie weit diese von einem besonders reichlichen Nahrungsangebot begünstigt wird, ist noch zu untersuchen. Die Tiere entwickeln sich sehr rasch, vermutlich je nach Art verschieden in 1 bis mehreren Wochen, vom Ei zum Adultus und erlangen ebenso schnell oder wenig später die Geschlechtsreife. In der Streu des emersen Igapó befindet sich daher eine große Zahl von Eiern, die sich entweder sofort entwickeln und damit zur Verstärkung der Massenvermehrung beitragen, oder die bei Überflutung eine Quieszenzphase durchlaufen. Die Eier überstehen die Überflutung zumindest bis zur experimentell überprüften Zeit von 12-14 Wochen gut und die Tiere schlüpfen sofort nach Trockenfallen Die Ausweichbewegungen dürften ebenso wie die Rückbewegungen nur kleinräumige und unbedeutende Verlagerungen der Arthropleonen-Populationen bewirken.

Die Kugelspringer weichen im Gegensatz zu den Arthropleona nicht vor der Flut aus. Ihre normale Generationenfolge ist noch schneller als bei diesen. Sie legen aber zusätzlich zu den stets im Ablauf der Generationenfolge vorhandenen Eier vor der Überflutung noch eine vielfache Menge weiterer Eier ab, die sich von den "Normaleiern" unterscheiden: Sie schlüpfen langsamer und sterben unter Wasser wesentlich schneller ab, was vielleicht auf eine geringere Ausstattung mit Dotterstoffen zurückzuführen ist. Mit diesen Eiern erreichen die Kugelspringer aber zumindest in der nur kurzfristig überfluteten obersten Igapó-Zone, zur Zeit des Hochwassers und zu Beginn der Sinkphase des Wassers, eine so große Individuendichte, daß sie ebenso wie die Arthropleona zu Ausweichbewegungen in den gerade trockenfallenden Bereich gezwungen werden.

Die Populationsdynamik der Collembolen ist also gekennzeichnet durch eine sehr hohe Individuendichte zur Zeit des Hochwassers und zu Beginn der Phase fallenden Wassers, hervorgerufen durch Schlüpfen und rasche Entwicklung sowohl der Arthropleona wie Symphypleona aus sehr zahlreich im Boden vorhandenen Eiern. Diese Eier wurden von den Arthropleona im Verlauf einer höchstens mittelbar vom steigenden Wasser abhängigen Massenentwicklung, von den Kugelspringern unter dem unmittelbaren Einfluß der Flut im ufernahen Bereich abgelegt. Der Konkurrenzdruck infolge hoher Siedlungsdichte nach dem Schlüpfen und raschen Heranwachsen führt zu Ausweichbewegungen, die in Richtung der gerade trockenfallenden und noch "leeren" Zonen des Igapó gehen müssen. Damit wird dort wiederum der Konkurrenzdruck erhöht und die Ausweichbewegung setzt sich fort. Da aber mit zunehmender Überflutungsdauer zumindest bei den Kugelspringern immer mehr Eier absterben, muß der Konkurrenzdruck

nachlassen, je weiter man mit Zurückweichen des Wassers in die unteren Igapó-Zonen gelangt. Folglich sollten gegen Ende der Sinkphase des Wassers auch die Rückbewegung der Collembolen zum Erliegen kommen und sich dann mit Beginn der Steigphase umkehren.

Für die Ausweichbewegungen vor dem steigenden Wasser dürfte die Erhöhung des Konkurrenzdrucks zunächst in den unteren Igapó-Bereichen nur eine untergeordnete Rolle spielen, da hier wegen der Kürze der emersen Phase und dem Nachlassen der Rücksiedlungsbewegungen keine hohen Siedlungsdichten erreicht werden sollten. Dennoch ist auch hier eine deutliche Ausweichbewegung zu erwarten, die ihre Ursache in der für verschiedene Collembolen nachgewiesenen Fluchtreaktion gegenüber Wasser hat (SCHALLER 1969). In mittleren und oberen Igapó-Zonen, wo die Collembolen wahrscheinlich 2 und mehr Generationen während der emersen Phase durchlaufen können, dürften dann auch kurzfristige Erhöhungen des Konkurrenzdrucks eine Rolle spielen.

Die Oribatiden überdauern ebenfalls die Überflutung im allgemeinen im Eistadium. Nur wenige Arten können als Adulte unter Wasser überleben und unter diesen ist nach bisherigen Kenntnissen nur *Rostrozetes foveolatus* in der Lage, unter Wasser auch Eier zu entwickeln, die dann bei Trockenfallen abgelegt werden und schlüpfen (BECK 1969). Bei den übrigen Arten, die unter Wasser gefunden wurden, dürften die adulten Tiere nur in irgendwelchen günstigen Kleinräumen eine zeitlang überleben; die Resistenz gegen Überflutung kann allerdings bei Oribatiden beachtlich groß sein (SCHUSTER 1965). Einige Arten haben sich sogar echt an das Leben unter Wasser angepaßt und leben submers; im Igapó wurde bisher eine solche Art gefunden, *Trimalaconothrus sp.*, die der limnischen Phase zuzuordnen ist. Alle übrigen Arten schlüpfen bei Trockenfallen des Gebietes aus Eiern, die sie vor der Überflutung abgelegt haben. Die Entwicklungszeit ist unterschiedlich lang, zwischen 3 Wochen und 5-6 Monaten. Aber im Gegensatz zu den Collembolen durchlaufen auch die Oribatiden mit der kürzesten Entwicklungszeit nur eine Generation während einer emersen Phase. Daraus resultiert ein recht einfacher Massenwechsel der Oribatiden mit einem extrem steilen Anstieg der Individuenzahlen zu Beginn der emersen Phase an der jeweiligen Stelle oder Höhenzone im Igapó, einer Stabilisierung der Abundanz auf etwa der Hälfte des anfänglichen Wertes bei Heranwachsen der Juvenilstadien zu Adulten und einem steilen Abfall der Abundanzwerte auf nahezu Null zu Beginn der Überflutung (BECK 1969).

Soweit unsere derzeitigen Kenntnisse reichen, gibt es nur wenige Hinweise auf eigentliche Anpassung an die besonderen Lebensbedingungen des Igapó. Solche Anpassungen müßten sich vor allem auf den einen, dominierenden Umweltfaktor dieses Biotops beziehen, die regelmäßige Überflutung des Bodens. Sie sollte also in erster Linie in einer besonderen Überflutungsresistenz zum Ausdruck kommen. Nichts deutet aber darauf hin, daß die terrestrischen Bodentiergruppen - von ganz wenigen Ausnahmen abgesehen - in diesem Biotop mit solchen besonders angepaßten Arten vertreten sind. Dies wurde bereits bei der Artenliste der einzigen bisher genauer untersuchten terrestrischen Tiergruppe, den Oribatiden deutlich (BECK 1971): Bei einer Gesamtzahl von 75-90 Oribatidenarten in allen untersuchten Überschwemmungswald-Biotopen, also auch der Várzea-Wälder, wurden nur 4 Arten im Rahmen dieser Untersuchungen ausschließlich in Überschwemmungswald-Biotopen gefunden. Alle übrigen Arten sind Arten der umgebenden terra firme. Sie konnten nicht durch besondere physiologische oder morphologische Anpassungen, sondern auf Grund von Präadaptationen in den Extrembiotop Igapó vordringen. Solche Präadaptationen sind:

1. Eier, die eine Überflutung von 6-8 Monaten vertragen.
2. Entwicklungszyklen von maximal 6 Monaten oder
3. bei einem längeren Entwicklungszyklus parthenogenetische Fortpflanzung; durch die unvollkommene Resistenz gegen die Überflutung sinkt die Individuendichte unter den kritischen Wert, der für eine bei Oribatiden übliche indirekte Samenübertragung mittels Spermatophoren notwendig ist, so daß nur die Parthenogenese die Fortpflanzung zu Beginn der emersen Phase sicherstellen kann.

Auch für die noch nicht bis zur Art determinierten Collembolen läßt sich keine eigentliche Anpassung feststellen; vielmehr sind auch hier Präadaptationen zu erwarten, die sich bei dieser Tiergruppe in 2 Phänomenen äußern:

1. Eine sehr rasche Entwicklung vom Ei zum Adultus, die sehr wahrscheinlich zumindest in den höheren Igapó-Bereichen 2 und mehr Generationen in der emersen Phase ermöglicht.
2. Eine zusätzliche Ablage von Eiern kurz vor der Überflutung, wobei diese Eier aber nur wenig überflutungsresistent sind.

Für die Tiergruppen der Makro-Arthropodenfauna gilt das gleiche. Die bei mehreren Gruppen festgestellten kleinräumigen Ausweichbewegungen vor dem steigenden Wasser (arthropleone Collembolen, Grillen, Staphylinidae) sind nicht einmal als Präadaptation anzusprechen, denn sie erlangen keine entscheidende Bedeutung für die Behauptung dieser Tiere im Igapó; dies gilt ebenfalls für die etwas weiteren Wanderbewegungen der Ameisen und Carabidae.

Das Fehlen echter Anpassungen wird verständlich im Licht der geologischen Entwicklung dieses Lebensraumes. Die Überschwemmungsgebiete entlang der großen Flüsse sind als ausgesprochen junge Biotope anzusehen, die erst mit dem Abfluß des tertiären Binnensees in den Atlantik etwa im Pliozän entstanden sind. Diese für die Evolution kurze Zeitspanne von 1-2 Mio. Jahren hat offensichtlich nicht ausgereicht, aus dem reichen Arteninventar des tropischen Regenwaldes und dem darin enthaltenen Genvorrat spezielle, an den Igapó angepaßte Arten zu entwickeln. Einige Arten wie die Oribatide *Rostrozetes foveolatus* oder der Cicindelide *Pentacomia egregia* (siehe IRMLER 1973) sind gewiß dabei, über das Stadium der Präadaptation hinaus zu echten Anpassungen zu kommen. Aber für die allermeisten Arten des Igapó dürfte sich herausstellen, daß sie lediglich auf Grund von zufällig in den Rhythmus von emerser und submerser Phase passenden Entwicklungszyklen aus dem umgebenen terra firme-Regenwald einwandern konnten. Sie sind heute noch genauso im terra firme-Wald wie im Igapó zuhause.

5. Zusammenfassung

Die Makro-Arthropodenfauna wurde zur Zeit steigenden Wassers im April/Mai 1972 und zur Zeit des Hochwassers bzw. des beginnenden Sinkens des Wassers im Juli 1972 untersucht. Zur Erfassung des Massenwechsels dienten Barberfallen; ein Teil davon wurde zu beiden Seiten eines parallel zur Uferlinie aufgestellten Bleches angebracht, um die Bewegungsrichtung der Tiere zu ermitteln. Zur Klärung der Fortpflanzungsverhältnisse wurden Berlese-Proben genommen und verschieden behandelt.

Für fast alle häufig und regelmäßig gefangenen Tiergruppen wie Collembolen, Carabidae, Staphylinidae, Grillen, Ameisen, Spinnen und Opilioniden konnten unterschiedlich intensive Ausweichbewegungen vor der steigenden Flut festgestellt werden, die aber in keinem Fall zu Massenwanderungen über die gesamte überflutete Fläche hin zum festen Land werden. Entomobryomorphe Collembolen und teilweise die Grillen wandern nur kurze Strecken am Ufersaum, Staphylinidae, Carabidae und teilweise Grillen und Ameisen errei-

chen ihr Abundanzmaximum 5-20 m landeinwärts vom Ufer.

Bei Hochwasser kommt es nirgendwo auf dem trockenen Land zu Massenansammlungen, die auch nur annähernd der Menge von Tieren aus dem überfluteten Bereich entsprächen. In Ufernähe festgestellte Massenansammlungen von symphypleonen Collembolen kommen durch schnelle Entwicklung an Ort und Stelle zustande. Die Anhäufung von Carabidae ist als Endpunkt der letzten Wanderungswelle aus dem obersten Igapó-Bereich zu deuten.

Zu Beginn des Sinkens des Wassers ist bei allen Tiergruppen eine starke Rückwanderung zu beobachten, die durch den hohen Konkurrenzdruck in Folge der einsetzenden Massenentwicklung zu erklären ist. Die Rückwanderung konnte nicht weiter verfolgt werden.

Dem Massenwechsel der Collembolen liegen wahrscheinlich folgende Fortpflanzungszyklen zugrunde: Die Arthropleona legen ohne direkten Einfluß der Flut während der gesamten Zeit des steigenden Wassers Eier ab, die entweder gleich schlüpfen und eine weitere Generation hervorbringen, oder bei Überflutung eine Quieszenzphase durchlaufen und bei Trockenfallen schlüpfen. Die Symphypleona legen zusätzlich zu den normalerweise vorhandenen Eiern unter dem direkten Einfluß der Flut eine große Zahl weiterer Eier ab, die ebenfalls sofort schlüpfen oder bei Überflutung im Verlauf weniger Wochen absterben.

Es wird gefolgert, daß die Bodenfauna im Igapó keine besonderen Anpassungen aufweist; sie konnte vielmehr auf Grund von Präadaptationen in ihrer Lebensweise und ihren Fortpflanzungszyklen aus der umgebenen terra firme in den Extrembiotop Igapó einwandern.

6. Summary

The macro-arthropod fauna was examined during the period of rising water (April/May 1972) and during the flood and the receding of the water (July 1972). We used pitfall traps to determine the change in abundance; some of these traps were located on either side of a vertical tin sheet, which was oriented parallel to the waterfront. In order to clarify reproduction relationships Berlese-samples were taken and treated in various manners.

We observed different evasive movements with respect to the rising water in almost all abundant and regularly caught groups such as Collembola, Carabidae, Staphylinidae, crickets, ants, spiders and opilionids, but in no case was there a mass movement over the entire flooded area toward the dry land. Entomobryomorphic Collembola and some crickets migrate only short distances along the waterfront; Staphylinidae, Carabidae and in part crickets and ants are most abundant 5-20 m away from the waterfront, on dry land.

During the flood there are nowhere mass aggregations on the dry land, which would correspond to the expected mass of animals coming from the flooded regions. Mass aggregations of symphypleonic Collembola which we observed near the waterfront are the result of fast development in place. The increase of the number of Carabidae can be explained as the final stage in the migration wave from the upper Igapó region.

As soon as the water recedes a strong reverse migration can be observed in all animal groups. This is explained by the high competition pressure, which is the consequence of the beginning mass development. This reverse migration was not followed up further.

The change in abundance of Collembola is probably caused by the following reproduction cycles: The Arthropleona lay eggs during the whole period of rising water, that is, regardless of the flood. These eggs either hatch immediately and produce another generation or they go through a phase of quiescence and then hatch after drying up of the land. The Symphypleona lay, additionally to the normal eggs, a large number of further eggs; this is probably directly caused by the rising water. Again, these eggs either hatch immediately or, in case of flooding, they will die within a few weeks.

It is concluded that soil fauna of the Igapó does not exhibit particular adaptations; rather, these animals could invade the extreme biotope Igapó from the surrounding terra firme, due to pre-adaptations in their behaviour and reproduction cycles.

7. Resumo

A fauna de macroartrópodos foi estudada na época da subida das águas, em abril/maio de 1972, e na época da enchente resp. no início da descida das águas em julho de 1972. Para a averiguação da variação de massa utilizaram-se armadilhas de Barber; algumas destas foram montadas em ambos os lados de uma chapa metálica vertical, disposta paralelamente á margem, a fim de verificar-se o sentido de movimento dos animais. Para o esclarecimento das condições de reprodução foram tomadas amostras de Berlese tratadas diferentemente.

Para quase todos os grupos animais capturados, como Colêmbolos, Carabídeos, Estafilinídeos, grilos, formigas, aranhas e Opilionídeos puderam ser constatadas intensas movimentações de esquiva antes da subida das águas que porém não chegam a ser migrações em massa de tôda a área inundada até a terra firme. Colêmbolos Entomobriomórfos e parcialmente os grilos deslocam-se apenas por curtas distâncias ao longo da linha marginal, Estafilinídeos, Carabídeos e parcialmente grilos e formigas atigem o seu máximo de abundância a 5-20 m da margem terra a dentro.

Durante o máximo da cheia, em nenhuma parte do terreno sêco chegou-se a concentrações em massa que correspondessem sequer aproximadamente á quantidade de animais da zona inundada. Concentrações em massa de Colêmbolos Symphypleonas verificadas junto á margem são causadas pelo rápido desenvolvimento no próprio local. A concentração de Carabídeos deve ser interpretada como têrmino da última onda de migração na zona de igapó mais superior.

Com o início da descida das águas pode ser observada uma intensa migração retrógrada, que pode ser explicada pela pressão da concorrência em conquência do início do desenvolvimento em massa. A migração retrógrada não pôde mais ser acompanhada.

A varição de massa dos Colêmbolos baseia-se provàvelmente nos seguintes ciclos de reprodução; os Arthropleona desovam durante tôda a época da subida das águas, sem influência direta da enchente, ou eclodindo de imediato originando mais uma geração, ou passando por uma fase quiescente durante a inundação e eclodindo com o início da sêca. Sob influência direta da enchente, os Symphypleona põem, além, dos ovos normalmente existentes, suplementarmente uma grande quantidade de ovos que também eclodem imediatamente ou morrem com a inundação no decorrer de algumas semanas.

Conclui-se que a fauna do solo no igapó não apresenta adaptações especiais; pelo contrário, ela pode migrar da terra firme circundante para o biótopo extremo em virtude de préadaptações no seu modo de vida e nos seus ciclos de reprodução.

(Tradução por Dr. Reimar Schaden).

8. Literatur

BECK, L., 1969: Zum jahreszeitlichen Massenwechsel zweier Oribatidenarten (Acari) im neotropischen Überschwemmungswald.- Verh. dtsch. Zool. Ges. Innsbruck 1968: 535-540.

BECK, L., 1971: Bodenzoologische Gliederung und Charakterisierung des amazonischen Regenwaldes.- Amazoniana 3: 69-132.

BECK, L., 1972: Der Einfluß jahreszeitlicher Überflutung auf den Massenwechsel der Bodenarthropoden im zentral-amazonischen Regenwaldgebiet.- Pedobiologia 12:133-148.

IRMLER, U., 1973: Population-dynamic and physiological adaption of *Pentacomia egregia* CHAUD, (Col. Cicindelidae) to the Amazonian inundation forest.- Amazoniana 4: 219-227.

IRMLER, U., 1974: Vergleichende ökologische Studien an der aquatischen Makrobenthosfauna zentral-amazonischer Überschwemmungswälder.- Dissertation Kiel.

RAPOPORT, E.H. und SANCHEZ, L., 1966: Algunos efectos de las inundaciones sobre la fauna geoatmobionte e geohydrobionte.- Actas Prim. Coll. Latinoamer. Biol. Suelo UNESCO Montevideo, 505-520.

SCHALLER, F., 1969: Zur Frage des Formensehens bei Collembolen.- Verh. dtsch. Zool. Ges. Innsbruck 1968: 368-375.

SCHUSTER, R., 1965: Die Ökologie der terrestrischen Kleinfauna des Meeresstrandes.- Verh. dtsch. Zool. Ges. Kiel 1964: 492-521.

SIOLI, H., 1951: Zum Alterungsprozeß von Flüssen und Flußtypen im Amazonasgebiet.- Arch. Hydrobiol. 45: 267-283.

Anschrift des Autors:

Prof. Dr. Ludwig Beck
Lehrstuhl f. Allgemeine Zoologie
der Ruhr-Universität
D-463 Bochum
BR Deutschland

Zum Druck angenommen im Mai 1974